Z. Säugetierkunde 54 (1989) 276–285
© 1989 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468

Der Einfluß postnataler Geruchserfahrung auf das Verhalten der weißen Labormaus *(Mus musculus)*

Von Heike Diekmann und U. Schmidt

Zoologisches Institut, Poppelsdorfer Schloß, Universität Bonn

Eingang des Ms. 17. 2. 1988

Abstract

Influence of postnatal odor experience in laboratory mice (Mus musculus)

Investigated was the behavior of laboratory mice (strain NMRI) at different stages of development to specify, whether mice change their response to an artificial rearing odor.

From day of birth (day 0) to day 13 pp the dams of 48 siblings (experimental group) were impregnated with geraniol (10 % in paraffine) twice a day, while the dams of 41 youngs (control group) were not. During days 1 to 14 pp the behavior of the preweanlings was observed in three different two-choice-preference-tests. The control mice and the experimental group showed no differential behavior in response to the test odors "nest bedding" and cyclohexanone, which was unknown to both groups. Geraniol was avoided by the control mice, but was tolerated by the experimental ones. This effect is due to a physiological adaptation of the exposed mice to their artificial rearing odor.

Several times between day 20 pp and 60 pp the juvenile and adult mice were tested in a four-choice-preference-test (one position was odorized, three were not). Starting with day 20/30 the mice of both groups showed a constant behavior towards an odor, they had not become familiar with in the nest. In contrast, the response of the experimental mice to their rearing odor geraniol changed as follows: the 20 days old ♀♀ and ♂♂ (preweanlings) preferred geraniol, the 30 and 40 days old mice behaved indifferently, the exposed adult ♂♂ (60 days old) avoided their exposure odor. We found the behavior of the adult ♀♀ of both groups being dependent on the stage of sexual cycle. The control ♀♀ avoided geraniol in oestrus, the experimental ♀♀ in dioestrus and prooestrus.

Einleitung

Nagetiere setzen den Geruchssinn in vielen Situationen während ihres ganzen Lebens zur Kommunikation und Orientierung ein. Dabei kann die Geruchserfahrung während der ersten Lebenstage Einfluß auf das Verhalten der Tiere nehmen (Cheal 1975; d'Udine und Alleva 1983; Alberts 1982, 1986). So wird z. B. bei jungen Ratten das erste, olfaktorisch geleitete Suchen nach den Zitzen der Mutter durch die Geruchserfahrungen in utero oder während des Geburtsvorganges beeinflußt (Teicher und Blass 1976, 1977; Pedersen und Blass 1982; Stickrod et al. 1982; Pedersen et al. 1983). Kürzere oder längere Duftstoff-Expositionen während der ersten Lebenstage können bei Ratten das für junge Nager charakteristische Nestsuchverhalten dahingehend verändern, daß sie den Expositionsduft gegenüber einem fremden Duft bevorzugen (Cornwell-Jones 1979; Caza und Spear 1984).

Wie in „cross-fostering"-Experimenten nachgewiesen werden konnte, wird selbst die Zuordnung zu „Artgenossen" durch olfaktorische Stimuli, die im Nest erfahren wurden, bestimmt: Im Sozialpräferenztest bevorzugten Mäuse die Individuen der „foster"-Species (Ratte, *Baiomys tailori*) gegenüber Artgenossen (Hudgens et al. 1968; Quadagno und Banks 1970). Die Aufzucht mit parfümierten Eltern oder Geschwistern lieferte Hinweise darauf, daß für die Sexualpartnerwahl ebenfalls Duftreize, die die Mäuse im Nest kennenlernten, von Bedeutung sein können (Mainardi et al. 1965; Oedberg 1976; d'Udine und Alleva 1983).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/89/5405-0276 $ 02.50/0

Auch anatomische und physiologische Veränderungen in Abhängigkeit von den in der Jugend erfahrenen Düften ließen sich nachweisen. Langandauernde Duftexpositionen wirken sich z. B. auf die Größe und den physiologischen Zustand der Mitralzellen im primären Riechhirn aus (Döving und Pinching 1973; Laing et al. 1985; Panhuber 1985, 1986). Durch Summenpotential- und Einzelzellableitungen aus dem Bulbus olfactorius konnte gezeigt werden, daß bei adulten Mäusen, die in den ersten zwei Lebenswochen in Geranioldduft aufgezogen worden waren, die neuronalen Antworten auf den Expositionsduft wesentlich höher waren als bei nichtbedufteten Kontrolltieren (Eckert 1985; Reinken und Schmidt 1987).

In verhaltensphysiologischen Experimenten sollten nun Hinweise auf die bisher ungeklärte Frage erarbeitet werden, wie im Nest erfahrene Düfte von Labormäusen in unterschiedlichen Altersstadien bewertet werden.

Material und Methode

Versuchstiere

48 Labormäuse (Stamm NMRI; 24 ♀♀, 24 ♂♂) wurden während der ersten 14 Lebenstage (Tag 0 bis 13) dem aliphatischen Alkohol Geraniol ($C_{10}H_{17}OH$) exponiert, indem wir ihre Muttertiere zweimal täglich mit einer 10%igen Lösung dieses Duftstoffes am Bauch einstrichen. Da die Aufzuchtkäfige abgedeckt und mit gefilterter Luft (250 ml/min) durchströmt waren, konnten die Jungtiere neben dem Expositionsduft nur die natürlicherweise im Nest vorkommenden Gerüche (Muttertier, Geschwister, wenig duftendes Körnerfutter) wahrnehmen. Als Einstreu diente Fließpapier, das täglich erneuert wurde. Die Kontrollgruppe (21 ♀♀, 20 ♂♂) wuchs in einer entsprechenden Aufzuchtanlage auf, jedoch ohne Imprägnation der Muttertiere mit Geraniol.

Ab Tag 14 hielten wir die Würfe beider Gruppen im Tierraum des Instituts; die Käfige wurden nicht mehr abgedeckt, so daß die Mäuse dauernd geruchlichen Kontakt zu adulten Artgenossen hatten. Am 30. Tag wurden die Jungtiere von der Mutter entfernt und nach Geschlecht getrennt. Regelmäßiges Wiegen der Versuchsmäuse ermöglichte eine dauernde Kontrolle ihrer Entwicklung; außerdem wurde in allen Versuchen ihre lokomotorische Aktivität festgehalten. Alle zwei Tage reinigten wir die für die Aufzucht verwendeten Gegenstände gründlich mit heißem Wasser und einer duftfreien Seifenlösung (Extran™).

Die Geraniol-exponierten Mäuse unterschieden sich hinsichtlich der Gewichtsentwicklung und der lokomotorischen Aktivität nicht von der Kontrollgruppe. Lediglich der Zeitpunkt des Augenöffnens war um etwa einen Tag verzögert.

Versuchsanlage

Nestlinge (Tag 1–14)

In den ersten zwei Lebenswochen wurde das Verhalten der infantilen Mäuse täglich in verschiedenen Zweifachwahl-Anlagen beobachtet, in denen den Versuchsmäusen die Duftreize in unterschiedlicher Weise angeboten werden konnten.

Im Glasdüsentest strömte gefilterte (Aktivkohle) und angefeuchtete Luft durch zwei parallel geschaltete Waschflaschen, die mit Duftsubstanzen beschickt werden konnten. Die Testdüfte waren:
a. der Nestduft des jeweiligen Wurfes vom Versuchstag,
b. Geraniol und
c. das zyklische Keton Cyclohexanon ($C_6H_{10}O$);
die beiden synthetischen Substanzen als 10%ige Lösung in Paraffin. Die Luftströme wurden den Versuchstieren durch zwei einander gegenüber ausmündende Glasdüsen zugeführt (Durchströmungsmenge: je 80 ml/min); durch eine der Glasdüsen wurde ein beduftеter Luftstrom geleitet, durch die andere die duftlose Leerprobe. Der Abstand zwischen den Öffnungen der Röhren betrug von Tag 1 bis Tag 5 fünf cm, von Tag 6 bis Tag 14 sieben cm. Als zusätzlicher taktiler Reiz lag vor den Öffnungen je eine Watteflocke. Der Boden der Versuchsarena bestand aus einer Glasplatte, unter der ein Registrierbereich (Kreisdurchmesser: 14 cm) und ein Indifferenzstreifen (Breite: 1 cm) markiert waren. Die Jungtiere wurden in zufälliger Reihenfolge zu Beginn eines Versuchsdurchgangs auf den Indifferenzstreifen aufgesetzt und je 60s beobachtet. Dabei registrierten wir, wie lange sich die Nase der Maus in einer der beiden Registrierhälften befand. Wir testeten täglich jede Maus mit den drei Testdüften, wobei von Tag zu Tag die Testreihenfolge zwischen „Nestduft–Cyclohexanon–Geraniol“

und „Geraniol–Cyclohexanon–Nestduft" wechselte. Vor jedem Versuchsdurchgang wurden die Glasplatte und die Glasdüsen mit Isopropanol gereinigt und die Watteflocken erneuert.

Ab dem 7. Tag führten wir nach dem Glasdüsentest zwei weitere Tests alternierend durch:

Beim Papierschnitzeltest, am Tag 6, 8, 10 und 12, wählten die Mäuse zwischen zwei Häufchen Fließpapierschnitzeln, von denen eines duftlos und das andere in konzentriertem Geranioldampf imprägniert worden war (Methode: Schmidt et al. 1983). Der Abstand zwischen den Papierhäufchen entsprach der eineinhalbfachen Körperlänge der Versuchsmäuse. Auch hier betrug die Beobachtungszeit pro Tier 60s; es wurde die Dauer des direkten Kontakts mit einem Papierhäufchen aufgezeichnet.

Im Verdunstungsschalentest, am Tag 7, 9, 11 und 13, bewegten sich die Mäuse auf einem gelochten Boden, unter dem konzentriertes Geraniol verdampfte. Wir werteten aus, wie lange sich eine Maus direkt über der Geraniolquelle aufhielt.

Während der Tests wurden die Jungtiere von dem Muttertier getrennt auf einer Wärmeplatte (33 °C) gehalten. Um eine Beeinflussung der Reaktion durch gerichtete Reize aus der Umgebung möglichst gering zu halten, veränderten wir bei jedem Test von Tier zu Tier die Ausrichtung der Versuchsanlage im Raum, die Ausgangslage der Versuchstiere und die Position der Duftgabe, und die Experimentatorin hielt sich immer in der Symmetrieachse der Anlagen auf. Alle Gegenstände, die mit den Versuchstieren oder den Duftmolekülen in Kontakt kamen, wurden täglich oder von Wurf zu Wurf mit heißem Wasser und einer geruchlosen Seifenlösung gereinigt.

Juvenile und adulte Mäuse (20.–60. Lebenstag)

Am 20., 30., 40. und 60. Lebenstag wurden die Mäuse in einer Vierfachwahl-Anlage (Röhrentest) untersucht. Die Reizquellen waren hier vier Kunststoffröhren, unter denen Blockschälchen mit den Duftsubstanzen verborgen waren. Es war jeweils eine Reizquelle mit 10%igem Geraniol oder Cyclohexanon beschickt, die anderen drei enthielten als Leerproben Paraffin. Die Beobachtungszeit betrug je 5 min, und es wurde registriert, wie lange die Tiere Kontakt mit den Röhren hielten. Bei den adulten, 60 Tage alten ♀♀ wurde das Verhalten an 5 aufeinanderfolgenden Tagen beobachtet und die Zyklusphase durch Vaginalabstriche bestimmt (Allen 1922; Fabian 1964).

Auswertung

Da nicht von normal-verteilten Stichproben ausgegangen werden konnte, wurde für die statistischen Berechnungen der Mann-Whitney-U-Test verwendet. In allen Diagrammen (außer Abb. 3) sind die Mediane der Aufenthaltsdauer der Mäuse an der bedufteten Reizquelle und an der Leerprobe aufgetragen. In den hier vorgestellten Untersuchungen wurden in den nicht-parametrischen statistischen Tests für jeden Tag die Aufenthaltsdauer an der Duftquelle mit der an der Leerprobe verglichen. In den Abbildungen wurden die Balkenpaare markiert, deren Unterschied mit wenigstens 5%iger Ablehnungswahrscheinlichkeit sicherbar war (*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$, –: $p > 0.05$).

Ergebnisse

Als Nestlinge bevorzugten sowohl die Kontrollen als auch die experimentellen Mäuse im Glasdüsentest ihren Nestduft zwischen Tag 6 (bzw. 5) und Tag 12 (bzw. 13) deutlich, d.h. sie hielten sich an der Nestduftdüse länger auf als an der Leerprobendüse (Abb. 1). Die Testreihenfolge hatte auf die Nestduft-Reaktion beider Gruppen keinen Einfluß; immer war die Nestbevorzugung gleich gut, unabhängig davon, ob Nestduft als erster oder dritter Duft getestet wurde (Abb. 2).

Auf Cyclohexanon reagierten die Mäuse beider Aufzuchtgruppen indifferent; auch dieses Verhalten war von der Testreihenfolge unabhängig.

Im Glasdüsentest lehnten die Kontrolltiere das Geraniol zwischen Tag 5 und 9 ab (Abb. 1). Die Geraniol-exponierten Mäuse verhielten sich in diesem Alter indifferent gegenüber ihrem Aufzuchtgeruch. Für die Geraniol-Reaktion der Kontrolltiere spielte die Testreihenfolge keine Rolle, d.h. sie lehnten diese Duftsubstanz unabhängig von der Testreihenfolge ab (Abb. 2). Die exponierten Mäuse dagegen verhielten sich indifferent gegenüber dem Geraniol, wenn es als erstes, und lehnten es ab, wenn es als letztes getestet wurde.

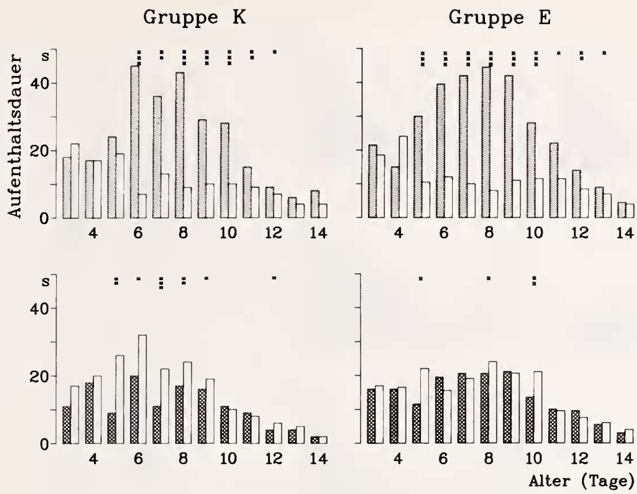


Abb. 1. Reaktionen der nestjungen Mäuse im Glasdüsentest (links: Kontrollgruppe, rechts: exponiert aufgezogene Mäuse). Es sind die Mediane der Aufenthaltsdauer an der Reizquelle mit Nestduft (punktierte Säulen), Geraniol (doppelt schraffiert) und an der Leerprobe (weiß) aufgetragen. Die Sterne kennzeichnen den Unterschied innerhalb eines Säulenpaares (***: $p < 0.001$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$; Mann-Whitney-U-Test)

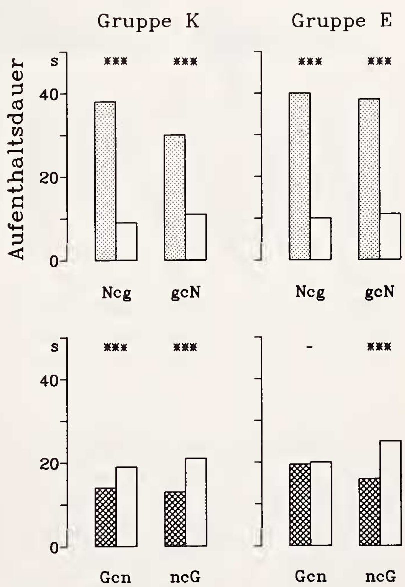


Abb. 2. Reaktionen der nestjungen Mäuse im Glasdüsentest in Abhängigkeit von der Testreihenfolge (links: Kontrollgruppe, rechts: Experimentalgruppe). „Ncg" bzw. „ncG" steht für die Testreihenfolge „Nestmaterial-Cyclohexanon-Geraniol", „Gcn" bzw. „gcN" entsprechend für die umgekehrte Testreihenfolge. Der jeweilige Testduft ist mit dem Großbuchstaben gekennzeichnet (Nestduft: punktierte Säulen, Geraniol: doppelt-schraffiert; Leerprobe: weiß). Es wurden von Tag 6 bis Tag 11 die Werte für die Aufenthaltsdauer zusammengefaßt und ihre Mediane dargestellt (Signifikanzniveaus: ***: $p < 0.001$, –: $p > 0.05$; Mann-Whitney-U-Test)

Im Papierschnitzeltest lehnten die Kontrolltiere das Geraniol an den Tagen 8, 10 und 12 ab (Tag 6: indifferentes Verhalten, $p = 0.0526$; Abb. 3). Die exponiert-aufgezogenen Mäuse verhielten sich wiederum eher indifferent gegenüber ihrem Aufzuchtgeruch (Tag 8: leichte Geraniol-Bevorzugung, $p = 0.0465$). Die experimentellen Mäuse hielten sich jedoch immer deutlich länger im Geraniol-Papier auf als die Kontrolltiere. Das Ergebnis des Verdunstungsschalentests entsprach im wesentlichen dem des Papierschnitzeltests.

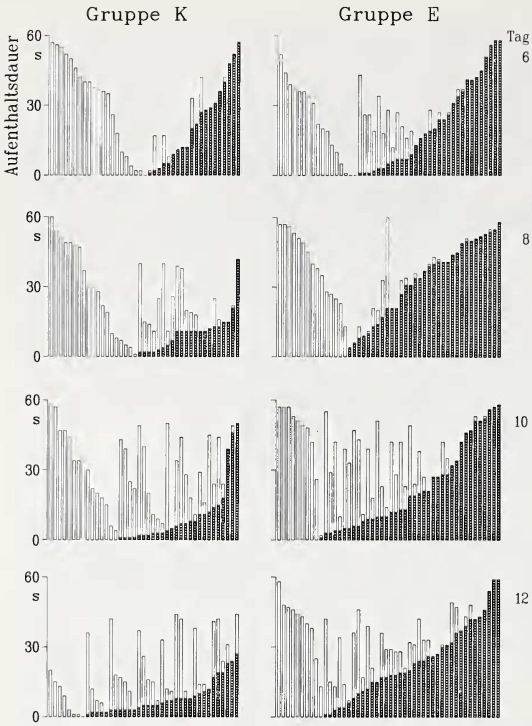


Abb. 3. Reaktion der Einzeltiere im Papierschnitzeltest im Alter von 6, 8, 10 und 12 Tagen. Die Aufenthaltsdauer im Geraniol-imprägnierten Papierhäufchen (doppelt-schraffierter Säulenteil) und im duftlosen Papierhäufchen (weiß) wurden aufeinander aufaddiert (links: Kontrollmäuse, n = 41; rechts: experimentelle Mäuse, n = 48)

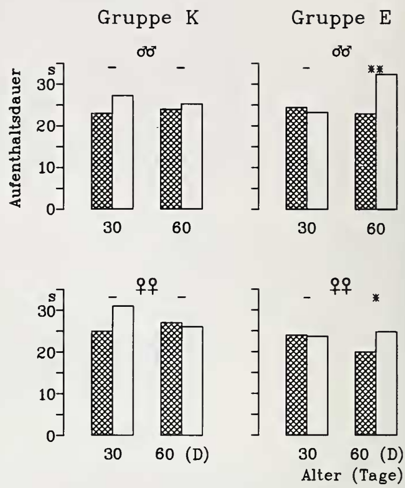


Abb. 4. Reaktion der juvenilen (30 Tage) und adulten (60 Tage) Mäuse auf Geraniol im Röhrentest (links: Kontrollmäuse, rechts: exponiert-aufgezogene Mäuse; oben: ♂♂, unten: ♀♀). Zum Vergleich mit der Reaktion der ♂♂ wurde bei den adulten ♀♀ das Verhalten im Diöstrus (D) herangezogen. Abgebildet sind die Mediane der Aufenthaltsdauer an der mit Geraniol beschickten Röhre (doppelt-schraffierte Säulen) und an den nicht-bedufteten Röhren (weiß) (Signifikanzniveaus: ***: $p < 0.001$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, –: $p > 0.05$; Mann-Whitney-U-Test)

Während bei den Nestlingen keine Unterschiede im Verhalten von ♀♀ und ♂♂ festgestellt werden konnten, mußte die Auswertung beim Röhrentest (ab Tag 20) nach Geschlecht getrennt erfolgen.

Geraniol erwies sich für die Kontroll-♂♂ als völlig neutraler Duft: in allen vier Altersstadien verhielten sich die Mäuse indifferent (Abb. 4). Bei den experimentellen ♂♂ dagegen wechselte die Bedeutung im Verlauf der Experimente: Mit 20 Tagen war eine leichte Bevorzugung zu verzeichnen, als Juvenile (Tag 30 und 40) beachteten sie das Geraniol nicht, als Adulte (Tag 60) lehnten sie ihren Expositionsduft ab. Beim Test mit Cyclohexanon verhielten sich die ♂♂ beider Aufzuchtgruppen im Alter von 20 Tagen indifferent, danach lehnten sie diese Substanz bis zum Alter von 60 Tagen deutlich ab (Abb. 5).

Die exponiert aufgezogenen und die Kontroll-♀♀ reagierten auf Geraniol im Alter zwischen 20 und 40 Tagen wie die entsprechenden, gleichaltrigen ♂♂. Cyclohexanon wurde von den Kontroll-♀♀ in diesem Zeitraum ebenfalls abgelehnt, die experimentellen ♀♀ verhielten sich indifferent.

Die Zykluslängen der ♀♀ beider Gruppen entsprachen der Norm. Während ca. 50 % der untersuchten Zeit befanden sich die Mäuse im Diöstrus, während je ca. 20 % im Östrus bzw. Metöstrus, und nur während 10 % im Proöstrus. Nur im Diöstrus gleicht die olfaktorische Sensitivität bei den ♀♀ der der ♂♂. In diesem Zyklusstadium entsprachen

auch die Reaktionen der ♀♀ auf die beiden Düfte denen der ♂♂, d.h. die Kontrollen beachteten die Geraniolröhre nicht (p = 0.121) und lehnten das Cyclohexanon ab (p = 0.007); die experimentelle Gruppe vermied ebenfalls Cyclohexanon (p = 0.00007), reagierte jedoch abweisend auf Geraniol (p = 0.018; Abb. 6). Durch den sehr geringen Stichprobenumfang im Proöstrus sind Aussagen für dieses Zyklusstadium nur bedingt möglich. Bei den Geraniol-♀♀ läßt sich auch hier eine Ablehnung des Aufzuchtduftes berechnen (p = 0.032), die Kontrollen lehnten Geraniol im Östrus ab (p = 0.012). Es konnte für keinen der beiden Düfte eine statistisch absicherbare Präferenz verzeichnet werden. Alle Meidereaktionen drückten sich ausschließlich in den Aufenthaltszeiten an den Röhren aus, die Kontakthäufigkeiten an den bedufteten und duftlosen Röhren waren ausgeglichen.

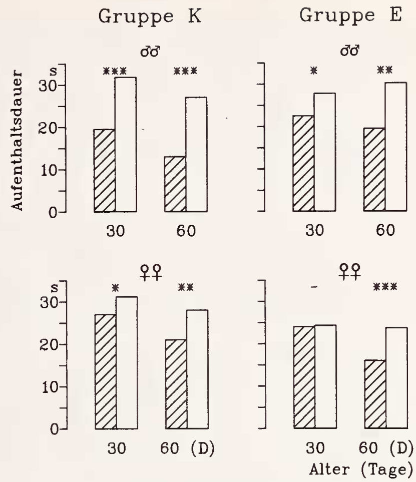


Abb. 5. Reaktion der juvenilen und adulten Mäuse auf Cyclohexanon (schraffiert) im Röhrentest (Erklärung s. Abb. 4.)

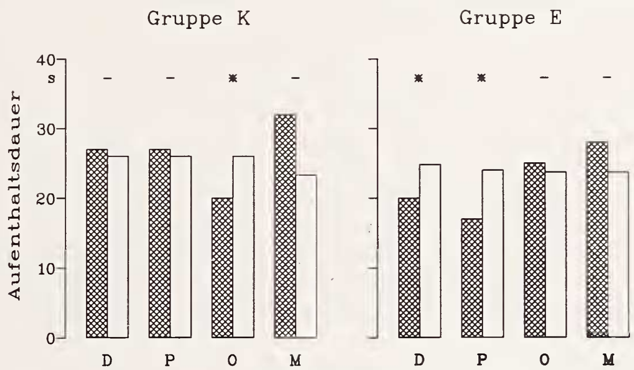


Abb. 6. Reaktion der adulten ♀♀ auf Geraniol im Röhrentest in Abhängigkeit vom Zyklusstadium. D = Diöstrus, P = Proöstrus, O = Östrus, M = Metöstrus (Erklärung s. Abb. 4.)

Diskussion

Unsere Untersuchungen waren in engem Bezug auf die elektrophysiologische Arbeit von Eckert (1985) projektiert. Es wurden daher der gleiche Mäusestamm (NMRI), der gleiche Expositionsgeruch (Geraniol) und der gleiche Expositionszeitraum (Tag 0 bis 13) verwendet. Der Duftstoff Geraniol erwies sich in vorhergehenden Untersuchungen als unschädlich für Mäuse und Experimentatoren (Eckert und Schmidt 1985); er ist daher für Langzeit-Untersuchungen gut geeignet. Um etwaige Unterschiede im Verhalten der exponiert aufgezogenen Mäuse und der Kontrollen besonders deutlich zutage treten zu lassen, wurde die Geruchsbeeinflussung gegenüber der früher angewandten verstärkt, indem das Geraniol den Jungtieren nicht nur in der Luft zugeführt, sondern auf den Bauch der Mutter aufgetragen wurde. Es zeigte sich, daß diese intensive Duftstoffexposition die physiologische Entwicklung der Mäuse nicht beeinträchtigte.

Das im Glasdüsentest bei Applikation von Nestduft provozierte Aufsuchen der Duftdüse entspricht dem für junge Nager charakteristischen Nestsuchverhalten (Ratten: Scer-

zenie und Hsiao 1977; Goldhamster: Devor und Schneider 1974; Gregory und Bishop 1975; Crandall und Leonard 1979; Mäuse: Schmidt et al. 1983). Diese Reaktion wurde durch die frühe, langanhaltende Exposition mit Geraniol nicht verändert, und es war keinerlei Beeinträchtigung der olfaktorischen Diskriminierungsfähigkeit durch den sehr intensiven Expositionsduft feststellbar. Die von Eckert (1985) unter Geraniol-Bedampfung aufgezogenen Mäuse zeigten ebenfalls eine unveränderte neuronale Reaktion auf ihren Nestgeruch.

Im Gegensatz zum Test mit Nestmaterial konnte beim Test mit Geraniol in allen drei Zweifachwahl-Anlagen ein unterschiedliches Verhalten bei den Mäusen der Kontroll- und der Experimentalgruppe im Alter zwischen 6 und 12 Tagen nachgewiesen werden. Während die Kontrollmäuse das Geraniol in diesem Zeitraum ablehnten, verhielten sich die exponierten Mäuse indifferent. Die Analyse der Daten in Abhängigkeit von der Testreihenfolge ergab jedoch, daß die Experimentalgruppe ihren Aufzuchtgeruch im Glasdüsentest nur dann tolerierte, wenn dieser als erster getestet wurde. War Geraniol der dritte Testduft, lehnten ihn auch die exponierten Mäuse ab. Dieser Effekt läßt sich als Auswirkung einer physiologischen Adaptation an den Expositionsgeruch interpretieren: Beim Testen des ersten Duftstoffes waren die Jungtiere erst wenige Minuten von dem nach Geraniol riechenden Muttertier getrennt; bis zum Test des dritten Duftes vergingen etwa 40–50 Minuten, so daß eine Deadaptation einsetzen konnte.

Im Papierschnitzeltest trat der Deadaptationseffekt nicht auf. Obwohl dieser Test immer nach dem Glasdüsentest durchgeführt wurde, tolerierten die experimentellen Mäuse ihren Aufzuchtgeruch. Verantwortlich für die unterschiedliche Auswirkung der Adaptation müssen die qualitativ und quantitativ unterschiedlichen Geraniolpräsentationen in den beiden Testsituationen sein. Im Glasdüsentest wurde den Jungtieren ein mit Geraniolmolekülen bedufteter Luftstrom angeboten, im Papierschnitzeltest diffundierte dagegen Geraniol von Nestmaterial-ähnlichem Fließpapier. Die jeweiligen Duftkonzentrationen sind nur schwer abzuschätzen; sie müssen aber in beiden Fällen überschwellig sein, da sie bei den Kontrolltieren eine deutliche Ablehnung hervorrufen.

Während das Verhalten der nestjungen Mäuse weitestgehend von naheliegenden, physiologischen Notwendigkeiten (Wärme, Nahrung) bestimmt wird, beeinflussen zahlreiche exogene und endogene Faktoren die Reaktionen der juvenilen und adulten Mäuse. Im Röhrentest zeigte es sich, daß die juvenilen ♂♂ (20, 30 und 40 Tage alt) ihr Verhalten gegenüber einem Duftstoff, den sie nicht in der Nestsituation kennengelernt haben, ab einem Alter von 20/30 Tagen bis zum Adultstadium (60 Tage) nicht mehr verändern. Das konnte zum einen beim Testduft Cyclohexanon festgestellt werden, der ja für die experimentelle und die Kontrollgruppe gleichermaßen unbekannt war: die ♂♂ beider Gruppen lehnten das Cyclohexanon ab Tag 30 durchgängig ab. Der gleiche Effekt trat auch beim Verhalten der Kontrollgruppe gegenüber dem Testduft Geraniol auf: die juvenilen und adulten Kontroll-♂♂ verhielten sich ab der 4. Lebenswoche indifferent. Die exponiert-aufgezogenen ♂♂ verändern dagegen mehrfach während ihrer Entwicklung zum Adulttier ihr Verhalten gegenüber ihrem Aufzuchtduft: Nur im Alter von ca. 3 Wochen bevorzugen sie das Geraniol. Zu diesem Zeitpunkt liegt die Geraniol-Exposition um 6 Tage zurück, die Entwöhnung ist aber noch nicht abgeschlossen. Es ist anzunehmen, daß sich die Mäuse in diesem Alter von der Geraniol-Adaptation erholt haben, daß sie aber das Geraniol im Nest mit positiven Stimuli (Mutter, Nahrung, Wärme) assoziiert haben. Das Ergebnis stimmt mit denen anderer Experimentatoren überein, die nach einer Geruchsexposition von infantilen Nagern eine Bevorzugung des Expositionsduftes im juvenilen Alter nachweisen konnten (Mäuse: Goldblatt 1978; Ratten: Leon et al. 1977; Brunjes und Alberts 1979; Cornwell-Jones 1979; Galef und Kaner 1980, Galef 1982). Nach der Entwöhnung, im Alter von 30 und 40 Tagen, verhalten sich die experimentellen ♂♂ wie die Kontroll-♂♂ indifferent beim Test von Geraniol. Eine zeitliche Einschränkung der Präferenz eines Expositionsduftes beschrieben auch Galef und Kaner (1980) bei Ratten. Im Adultsta-

dium erfährt der im Nest erlebte Duft einen erneuten Bedeutungswandel. Während Autoren wie MAINARDI et al. (1965) und QUADAGNO und BANKS (1970) die Indifferenz von Mäuse-♂♂ gegenüber Düften, die sie postnatal erfahren haben, betonen, konnten wir eine deutliche Ablehnung des Expositionsduftstoffes durch die ♂♂ feststellen.

Das Verhalten der Mäuse-♀♀ ist in komplexer Weise vom Reproduktionsstatus abhängig. Von C. SCHMIDT (1979) wurde erstmals nachgewiesen, daß sich die Riechschärfe von Mäuse-♀♀ während des Sexualzyklusses in charakteristischer Weise verändert, was einen direkten Einfluß auf die Detektierbarkeit der Testsubstanzen haben kann. Unabhängig davon scheint sich aber auch das Interesse der ♀♀ an bestimmten Düften zyklusabhängig zu ändern. Mit dem Fortpflanzungsverhalten eng verbunden sind vor allem Proöstrus und Östrus, wobei man annehmen kann, daß während des Proöstrus, vielleicht auch schon im späten Diöstrus, eine Sexualpartnerwahl stattfindet, während im Östrus dann die Kopulationen erfolgen. Der Metöstrus ist für die Reproduktion weniger relevant, da er unter natürlichen Bedingungen kaum auftritt. Der Diöstrus gilt als asexuelles Zwischenstadium. Daher kann das Verhalten im Diöstrus als Maß für das Verhalten adulter ♀♀ herangezogen werden, das nicht unter direkter Beeinflussung durch das Fortpflanzungsverhalten steht. Berücksichtigt man nur den Diöstrus, stellt sich heraus, daß die adulten ♀♀ beider Gruppen das gleiche Verhalten gegenüber Geraniol und Cyclohexanon zeigen wie die ♂♂. Bei den exponierten ♀♀ verliert aber das Geraniol im Östrus und Metöstrus die aversive Komponente. Da sie das Geraniol jedoch nicht nur im Diöstrus, sondern auch im Proöstrus, also in der Zeit der Partnerwahl, ablehnen und im Hinblick darauf, daß auch die adulten ♂♂ der Experimentalgruppe den Expositionsduft meiden, könnte hier der Mechanismus einer Inzuchtbarriere zutage treten.

In verschiedenen Versuchsansätzen wurde erarbeitet (MAINARDI et al. 1965; D'UDINE und ALLEVA 1983), daß die Selektion der Sexualpartner durch Mäuse-♀♀ von den olfaktorischen Reizen, die sie im Nest kennenlernten, beeinflußt werden kann. Dabei wirkt es sich für das ♂ begünstigend aus, wenn es der gleichen Subspecies wie der Vater des ♀, aber einer anderen Linie angehört („Vatereffekt", MAINARDI 1963a, 1963b). Die Annahme, daß die von uns beobachteten adulten Mäuse ihren Aufzuchtgeruch deshalb ablehnten, weil sie ihn mit der Erwartung eines nah verwandten Artgenossen verbanden, führt zu dem Schluß, daß in diesem Experiment der künstliche Aufzuchtgeruch Geraniol im Nest als ein olfaktorisches Charakteristikum für die Familienzugehörigkeit aufgenommen worden ist.

Danksagung

Unser Dank gilt der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Finanzierung dieser Untersuchung (Schm 322/7).

Zusammenfassung

Bei weißen Labormäusen (Stamm NMRI) wurde in verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht, ob sich nach intensiver Duft-Exposition während der ersten 14 Lebenstage das Verhalten gegenüber dem künstlichen Aufzuchtgeruch verändert.

Die Muttertiere von 48 Jungtieren wurden in deren ersten zwei Lebenswochen zweimal täglich mit einer 10%igen Geraniollösung eingestrichen. Die Mütter der Kontrollgruppe (41 Jungtiere) blieben unbehandelt. Das Verhalten der nestjungen Mäuse wurde von Tag 1 bis Tag 14 täglich in drei verschiedenen Zweifach-Präferenzwahlanlagen untersucht. Die exponierten Mäuse und die Kontrollen zeigten keinen Unterschied im Verhalten auf ihren Nestgeruch und auf den für beide Gruppen unbekannten Duftstoff Cyclohexanon. Die Kontrolltiere lehnten das Geraniol ab, während die exponierten Mäuse eine größere Toleranz zeigten. Dieser Effekt ist auf eine Adaptation der experimentellen Mäuse an ihren Aufzuchtgeruch zurückzuführen.

Die juvenilen und adulten Mäuse wurden zwischen dem 20. und 60. Tag mehrfach in einer Vierfach-Wahlsituation getestet (eine Position wurde mit Duft beschickt, die drei übrigen Positionen blieben unbeduftet). Es zeigte sich, daß die Reaktion der Mäuse auf einen Duftstoff, den sie nicht im

Nest kennengelernt hatten, ab einem Alter von 20/30 Tagen gleich bleibt. Die exponiert-aufgezogenen Mäuse dagegen veränderten mehrfach ihr Verhalten gegenüber ihrem Aufzuchtgeruch: Nur vor der Entwöhnung, im Alter von ca. 3 Wochen, bevorzugten die ♀♀ und ♂♂ das Geraniol, am 30. und 40. Lebenstag verhielten sie sich indifferent. Die exponiert-aufgezogenen adulten ♂♂ (Tag 60) lehnten den Geranioldufts deutlich ab. Bei den adulten ♀♀ beider Gruppen war die Reaktion auf Geraniol abhängig vom Sexualzyklus. Die Kontrollen lehnten diesen Duft im Östrus, die Geranioltiere dagegen im Di- und Proöstrus ab.

Literatur

Alberts, J. R. (1982): Ontogeny of olfaction: issues and perspectives from contemporary research. In: Olfaction and Endocrine Regulation. Ed. by W. Breipohl. London: IRL Press. 161–172.
— (1986): Postnatal development of olfactory-guided behavior in rodents. In: Ontogeny of Olfaction. Ed. by W. Breipohl. Berlin: Springer Verlag. 227–235.
Allen, E. (1922): The oestrus cycle in the mouse. Am. J. Anat. **30**, 297–348.
Brunjes, P. C.; Alberts, J. R. (1979): Olfactory stimulation induces filial preferences for huddling in rat pups. J. Comp. Physiol. Psychol. **93**, 548–555.
Caza, P. A.; Spear, N. E. (1984): Short-term exposure to an odor increases its subsequent preference in preweanling rats: A descriptive profile of the phenomenon. Dev. Psychobiol. **17**, 407–422.
Cheal, M. (1975): Social Olfaction: A review of the ontogeny of olfactory influences on vertebrate behavior. Behav. Biol. **15**, 1–25.
Cornwell-Jones, C. A. (1979): Olfactory sensitive periods in albino rats and golden hamsters. J. Comp. Physiol. Psychol. **93**, 668–676.
Crandall, J. E.; Leonard, C. M. (1979): Developmental changes in thermal and olfactory influences on golden hamster pups. Behav. Neural Biol. **26**, 354–363.
Devor, M.; Schneider, G. E. (1974): Attraction to home-cage odor in hamster pups: Specifity and changes with age. Behav. Biol. **10**, 211–221.
Döving, K. B.; Pinching, A. J. (1973): Selective degeneration of neurones on the olfactory bulb following prolonged odour exposure. Brain Res. **52**, 115–129.
Eckert, M. (1985): Zum Einfluß frühjugendlicher Geruchsbelastungen auf die neuronalen Reizantworten des Bulbus olfactorius bei Labormäusen. Dissertation, Bonn.
Fabian, G. (1964): Methylblau als Übersichtsfärbung von Vaginalabstrichen. Z. Wissensch. Mikr. **66**, 210–212.
Galef, B. G. (1982): Acquisition and waning of exposure-induced attraction to a nonnatural odor in rat pups. Dev. Psychobiol. **15**, 479–490.
Galef, B. G.; Kaner, H. C. (1980): Establishment and maintenance of preference for natural and artificial olfactory stimuli in juvenile rats. J. Comp. Physiol. Psychol. **94**, 588–595.
Goldblatt, A. (1978): Effect of early olfactory experience on a tilt table odor preference. Behav. Biol. 22, 269–273.
Gregory, E. H.; Bishop, A. (1975): Development of olfactory-guided behavior in the golden hamster. Physiol. Behav. **15**, 373–376.
Hudgens, G. A.; Denenberg, V. H.; Zarrow, M. X. (1968): Mice reared with rats: Effects of preweaning and postweaning social interactions upon adult behaviour. Behav. **30**, 259–274.
Laing, D. G.; Panhuber, H.; Pittman, E. A.; Willcox, M. E.; Eagleson, G. K. (1985): Prolonged exposure to an odor or deodorized air alters the size of mitral cells in the olfactory bulb. Brain Res. **336**, 81–87.
Leon, M.; Galef, B. G.; Behse, J. H. (1977): Establishment of pheromonal bonds and diet choice in young rats by odor pre-exposure. Physiol. Behav. **18**, 387–391.
Mainardi, D. (1963a): Speziazione nel topo. Fattori etologici determinanti barriere riproduttive tra *Mus musculus domesticus* e *M. m. bactrianus*. Istituto Lombardo (Rend. Sc.) B **97**, 135–142.
— (1963b): Eliminazione della barriera etologica all'isolamento riproduttivo tra *Mus musculus domesticus* e *M. m. bactrianus* mediante azione sull'apprendimento infantile. Istituto Lombardo (Rend. Sc.) B **97**, 291–299.
Mainardi, D.; Marsan, M.; Pasquali, A. (1965): Causation of sexual preferences in the house mouse. The behaviour of mice reared by parents whose odour was artificially altered. Atti. Soc. ital. Sci. nat. **104**, 325–338.
Oedberg, F. (1976): Failure to demonstrate imprinting on an artificial odour in two strains of mice. Biology of Behaviour **1**, 309–327.
Panhuber, H. (1985): Prolonged exposure to odours leads to topographic changes in the olfactory bulb, and altered behaviour. Neurosci. Lett. Suppl. **19**, 10.
— (1986): The effect of long duration postnatal odour exposure on the development of the rat olfactory bulb. In: Ontogeny of Olfaction. Ed. by W. Breipohl, Berlin: Springer Verlag. 127–141.
Pedersen, P. E.; Blass, E. M. (1982): Prenatal and postnatal determinants of the 1st suckling episode in albino rats. Dev. Psychobiol. **15**, 349–355.

Pedersen, P. E.; Stewart, W. B.; Greer, C. A.; Shepherd, G. M. (1983): Evidence for olfactory function in utero. SCI **221**, 478–480.

Quadagno, D. M.; Banks, E. M. (1970): The effect of reciprocal cross fostering on the behaviour of two species of rodents, *Mus musculus* and *Baiomys taylori ater*. Animal. Behav. **18**, 379–390.

Reinken, U.; Schmidt, U. (1987): Dependence of single unit activity in the olfactory bulb on early odor experience in the laboratory mouse. Naturwiss. **74**, 555–556.

Scerzenie, V.; Hsiao, S. (1977): Development of locomotion toward home nesting material in neonatal rats. Dev. Psychobiol. **10**, 315–321.

Schmidt, C. (1979): Elektrophysiologische und verhaltensphysiologische Untersuchungen zum Riechvermögen der weißen Labormaus *(Mus musculus)*. Diss., Univ. Bonn.

Schmidt, U.; Eckert, M.; Schäfer, H. J. (1983): Untersuchungen zur ontogenetischen Entwicklung des Geruchssinnes bei der Hausmaus *(Mus musculus)*. Z. Säugetierkunde **48**, 355–362.

Stickrod, G.; Kimble, D. P.; Smotherman, W. P. (1982): In utero taste/odor aversion conditioning in the rat. Physiol. Behav. **28**, 5–7.

Teicher, M. H.; Blass, E. M. (1977): First suckling response of the newborn albino rat: The roles of olfaction and amniotic fluid. SCI **198**, 635–636.

d'Udine, B.; Alleva, E. (1983): Early experience and sexual preferences in rodents. In: Mate Choice. Ed. by P. Bateson. Cambridge: Cambridge University Press. 311–327.

Anschrift der Verfasser: Dipl. Biol. Heike Diekmann und Prof. Dr. Uwe Schmidt, Zoologisches Institut, Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn